Literatur

AHOLA, M. 1986: Larvae of European *Polia* OCHSENHEIMER (Lepidoptera: Noctuidae), with proposals on a subgeneric division and phylogeny. – Ent. scand. 17, 55–74.
BECK, H. 1960: Die Larvalsystematik der Eulen. – Abh. Larvalsyst. Insekten 4, 406 pp.
BETHUNE, J. S. 1869: Nova Scotian Lepidoptera. – Proc. Trans. Nov. Scot. Inst. Nat. Sci. Halifax, 1867–1870, II, 84.
CHEN, Y. X. 1982: Noctuidae. In: Iconographia Heterocerorum Sinicorum. Vol 3. 281. Science Press. Beijing.
CORTI, A. 1928: Studien der Agrotinae, 18. Mitt. Münch. ent. Ges. **18** (5–6), 53–61.
– – & DRAUDT, M. 1934. Noctuidae. In: SEITZ, A. Großschmetterlinge der Erde. Vol. 3 Suppl., 91.
COVELL, C. V. Jr. 1984: A field guide to the moth of eastern North America. – Boston.
DRAUDT, M. 1924: Noctuidae. In: SEITZ, A. Großschmetterlinge der Erde 7, 83.
FORBES, W. T. 1954: Lepidoptera of New York and Neighboring States III. – Cornell Univ. Agric. Exp. Stat. Mem. **329**, 71.
FORSTER, W. & WOHLFART, A. 1971: Die Schmetterlinge Mitteleuropas. **4**, 37. – Stuttgart.
HAMPSON, G. F. 1903: Cat. Lep. Phal. Brit. Mus. **4**, 648.
HODGES, R. W. 1983: Check List of the Lepidoptera of America North of Mexico. – London.
HINTON, H. E. 1946: On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. – Trans. R. ent. Soc. Lond. **97**, 1–37.
KOVACS, L. & VARGA, Z. 1973: Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. KASZAB in der Mongolei. – Folia ent. Hung. **26** (2), 330.
KOZHANCHIKOV, I. 1928: Übersicht der Gattung *Triphaena* HÜBNER. Encycl. Entom. Ser. B **(III)**, 5.
– – 1937: Faune de URSS **13** (3), 125.
MIKKOLA, K. & JALAS, I. 1977. Suomen perhoset. – Yökköset **1**. Keuruu.
SHELJUZHKO, L. 1967: Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. KASZAB in der Mongolei. – Reichenbachia **9** (24), 212.
WARREN, W. 1909. Noctuidae. In: SEITZ, A. Die Großschmetterlinge der Erde. Vol. 3, 64.

Anschrift der Verfasser:
Gottfried BEHOUNEK, Jägerstraße 4 a, D-8024 Deisenhofen/BRD
Hartmut RIETZ, Radewiese 8, D-2053 Schwarzenbek/BRD
Matti AHOLA, SF-16800 Koski Hl/Finnland

Freilandbeobachtungen zum agonistischen Verhalten des Espenblattkäfers, *Melasoma tremulae* (F.)

(Coleopt., Chrysomelidae)

Von **Rudolf ZERNECKE**

Abstract

The agonistic behaviour of male "red aspen leaf beetles", *Melasoma tremulae* (F.), competing for females are described on the basis of outdoor observations (over 200 h, 1985–1988). Males remain in copula for many hours and guarding the female thereby. Interactions with other males are mostly decided by grabbing one leg of the opponent with the mandibles and displacing him from the female. In 25 of the 109 battles observed the intruder was able to take the female over. Along with the varied physical clashes a number of chemical agents are applied about whose effects little is known.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung
2. Lebensweise
3. Elemente des Paarungs- und Kampfverhaltens
4. Partnersuche und Paarung
4.1 Suche
4.2 Annäherung

4.3 Das Besteigen eines Artgenossens
4.4 Kopula
4.5 Abstieg
5. Rivalenkämpfe
5.1 Aufstieg auf den Besitzer
5.2 Beißen
5.2.1 Besitzer beißt
5.2.2 Rivale beißt
6. Das Verhalten anderer *Melasoma*-Arten
6.1 *Melasoma populi* (L.)
6.2 *Melasoma saliceti* WS.
6.3 *Melasoma aenea* (L.)
7. Diskussion
7.1 Der Einsatz chemischer Reize
7.2 Die Orientierung auf dem Partner
7.3 Die Erkennung des Geschlechts
8. Danksagung
9. Zusammenfassung
10. Literatur

1. Einleitung

Aggressive Verhaltensweisen zwischen artgleichen Männchen, die um Weibchen konkurrieren, sind geeignet, den individuellen Fortpflanzungserfolg eines Männchens zu erhöhen (Thornhill & Alcock 1983). Sichtbare Zeichen solcher Auseinandersetzungen sind die monströsen bis bizarren Auswüchse einiger Käferarten (z. B. beim Hirschkäfer *Lucanus cervus* L. [Brüll 1952, Tippmann 1954] und dem Blatthornkäfer *Podischnus agenor* (Payk.) [Eberhard in Blum & Blum 1979]), die als Kampfwerkzeuge zum Hebeln, Zwicken, Greifen, Hochheben und Fallenlassen des Gegners gebraucht werden. Die Austragungsorte der Kämpfe gehörnter Käferarten sind häufig auf Bäumen oder in Gängen. Selbst unter den Chrysomeliden gibt es eine Gattung, *Doryphora* sp., die an der Körperunterseite ein nach vorne gerichtetes, mesosternales Horn trägt. Um es einzusetzen, wird der Gegner mit den Vorderbeinen halb bestiegen (Eberhard 1981).

Die Männchen ungehörnter Käferarten benützen nach eigenen Beobachtungen für Auseinandersetzungen mit männlichen Artgenossen unterschiedliche Körperteile: z. B. die kräftigen Hinterbeine bei *Hoplia farinosa* (L.); die Stirnflächen beim Zimmermannsbock *Acanthocinus aedilis* (L.); die langen Vorderbeine zum Austeilen kräftig ausholender Schläge beim Eichenblattroller *Attelabus nitens* (Scop.); den Schenkelzahn bei *Phyllobius arborator* (Hbst.), der die tibiofemorale Beinschere zu einem Greifwerkzeug ergänzt, mit der ein Artgenosse am Bein festgehalten und durch tickende Körperbewegungen ruhiggestellt werden kann; den Rüssel beim Reiskäfer *Sitophilus oryzae* (L.) zum Hebeln und Wegstoßen oder, um damit kräftig über das Halsschild eines Artgenossens zu reiben (Zernecke in prep.); usw.

Auch der hier beschriebene (männliche) Espenblattkäfer, *Melasoma tremulae* (F.), hat keine spektakulären Kampfwerkzeuge vorzuweisen. Dennoch können die Männchen ihre Mandibeln, die sie vorwiegend zur Blattnahrungsaufnahme benötigen, geschickt am Gegner einsetzen, indem sie ihn an einem Bein (oder Fühler) ergreifen und vom Weibchen zu entfernen versuchen.

Nach Erörterung von Lebensweise, Partnersuche und Kopulationsverhalten werden die vielfältigen Kämpfe beschrieben, die die Männchen (Besitzer) zur Verteidigung ihrer Weibchen gegen hinzukommende Männchen (Rivalen) austragen.

Neben rein mechanischen Griffen benützen die Käfer ein kompliziertes Arsenal chemischer Kampfmittel, das in der Diskussion dargestellt wird und an Blattkäfern noch weitgehend unerforscht ist (Peschke 1986, Brauns 1989). Die Beschreibungen stützen sich fast ausschließlich auf Freilandbeobachtungen, die in den Jahren 1985 bis 1988 in der Umgebung von Kötzting im Oberen Bayerischen Wald vor Ort (meist mit Unterstützung eines Diktiergerätes) in schriftlicher Form festgehalten wurden.

Die Konfrontationen wurden zum Teil durch das Absetzen eines Käfers in der Umgebung eines Paares herbeigeführt. Die Bewegungsabläufe der Kämpfe sind langsam genug, um die Details erfassen zu können.

2. Lebensweise

Der 6 bis 10 mm große Espenblattkäfer, *Melasoma tremulae* (F.), ist mit seinen gesättigt ziegelroten Elytren auf dem schwarzen, etwas grünlich schimmernden Körper eine recht auffällige Erscheinung und hebt sich farblich noch von den oft rötlich bis dunkelrot gefärbten Wipfelblättern seiner Nährpflanze (die Wurzelreiser der Espe, *Populus tremula* L.) ab. Die Männchen sind durchschnittlich kleiner als die Weibchen. Beine und Fühler sind kräftig gebaut und bis auf die Schenkelspitzen und die kugeligen Fühlerschäfte unter den Körper einziehbar. Die Tarsen sind mit Hafthaaren filzig besohlt und an einer Glaswand kann es vorkommen, daß ein Männchen längere Zeit vergebens versucht ein Bein abzuziehen, das es beim Laufen nicht mühelos abheben konnte, wobei sich der Widerstand durch den sich verflachenden Abziehwinkel noch zu erhöhen scheint. Aus den Halsschildwülsten und Elytrenrandstreifen kann ein Wehrsekret durch Kanülen, die an frisch geschlüpften, noch gelben Käfern, gut zu erkennen sind, abgeschieden werden.

Die Espenblattkäfer werden gut ein Jahr alt. Imagines des Vorjahres können vereinzelt noch in der zweiten Septemberhälfte beobachtet werden. Die Jungkäfer schlüpfen ab Juli bis Oktober; sie bleiben lange Zeit blaßbraun und nehmen reichlich Nahrung zu sich. Nach dem Laubabfall ernähren sich einige (Spätentwickler) von der frischen Rinde. Die Käfer überwintern im Erdreich in der Nähe der Nährpflanze und erscheinen im Mai zum Laubausbruch an den Pflanzen des Vorjahres zum Reifungsfraß. Zum Sommeranfang werden die Standorte verlassen und diesjährige Wurzelreiser der Espe fliegend aufgesucht (z. B. in Wettzell bei Kötzting, 600 m über NN, ab dem 14.6.1988, Flugstrecke 1 km). Einige Tage nach der Neubesiedlung beginnen die Weibchen mit der Eiablage und legen bis Ende August im Abstand von einigen Tagen weißliche Eier in Gelegen von 25 bis 70 Stück an der Blattunterseite schräg aneinandergelagert ab. Nach etwa einwöchiger Eireifung und 14tägiger Larvenzeit (die sich in Kälteperioden wesentlich verlängern kann) wandern die zur Vorverpuppung bereiten Larven zu den umliegenden Pflanzen, an denen sie sich hängend verpuppen (Bromley 1947). Das einzelne Abwandern (die Segregation) reduziert sicherlich die Auffindwahrscheinlichkeit durch ihre Freßfeinde, wie *Elasmostethas interstinctas* L. und andere Wanzenarten. Bei starker Temperaturerniedrigung tendieren die voll entwickelten Larven jedoch zur Aggregation. Die aus zwei Eigelegen gezüchteten Käfer hatten ein Geschlechtsverhältnis von nahezu 1:1.

Jungkäferpaare werden nur in besonders günstigen Jahren (z. B. 1985) kopulierend angetroffen, während Jungkäfer-Männchen mit Altkäfer-Weibchen und Altkäfer-Männchen mit Jungkäfer-Weibchen bald nach dem Schlupf verpaart angetroffen werden können und letztere daraufhin entwicklungsfähige Eier produzieren. Das Gros der Käfer erzeugt also im Untersuchungsgebiet eine Generation pro Jahr. In den kühleren Herbsttagen sind keine Jungkäfer kopulierend und schon gar nicht kämpfend oder fliegend zu beobachten.

Im Frühjahr beginnt ein geringer Prozentsatz sofort mit der Kopula, wenn sich auch die Aedeaguseinführung langwierig gestalten kann. Kämpfe werden in dieser Zeit nicht ausgetragen. Kopulierende Männchen überlassen bei Bedrängung ihr Weibchen meist widerstandslos dem Gegner. Im Laufe der Reifung verlängern sich die Kopulationszeiten von wenigen Minuten bis zu vielen Stunden und die Verteidigungsbereitschaft erreicht den im folgenden skizzierten Umfang.

3. Elemente des Paarungs- und Kampfverhaltens

Die Interaktionen zwischen den Espenblattkäfern zeigen ein reichhaltiges Verhaltensinventar, dessen wichtigste Elemente hier vorgestellt werden.

A. Das Verhalten vor dem Kontakt.

Intermittierendes Gehen: Schnelle, ruckartige Schritte, die von kurzen Pausen unterbrochen sind.

Stoppen: Sekundenlanges Verharren vor dem Angriff in geringem Abstand (max. 5 cm) zu einem Artgenossen.

Ausstülpen des Präputialsackes: Das Männchen stellt das Abdomen steil hoch, fährt den Aedeagus ganz aus und stülpt den Präputialsack mehrmals aus und ein.

B. Das Verhalten des Männchens auf der Partnerin oder dem Rivalen.

Trippeln: Emsiges (erregtes) Nachfassen (d. h. wiederholtes Aufsetzen und Heranziehen der Tarsen) auf der Elytrenoberfläche mit allen Beinen. (Falls die Beine über den Körperrand fassen, kommen knetende Bewegungen zustande.) Kopf und Abdomenspitze sind ventrad gesenkt. Der Körper schwenkt oft geringfügig nach rechts und links.

Weit-Vorgehen: Auf dem Partner mit trippelnden Bewegungen weit nach vorne gehen, bis zum oder über den Vorderrand des Kopfes oder manchmal in gleicher Weise zum Hinterende.

Wenden: Das Wenden auf dem Partner um 180°. Auch bei der Wendung mit dem Hinterende zum Kopf bleibt die Aedeagusspitze meist sichtbar oder der Aedeagus wird ganz ausgefahren und kann bis zum Mund des Partners herangeführt werden (Duftpräsentation?).

Fächeln: Während der Kopula wird in nicht sehr regelmäßigen Zeitabständen ein Fächeln ausgeführt. Dabei trippelt das Männchen mit Drehachse Aedeagus zu einer Körperseite (Ausschwenkwinkel maximal 90°) und fächelt mit einigen oder allen oberen Beinen frei in der Luft (das Hinterbein fächelt über dem Aedeagus, das Vorderbein hoch in der Luft). Die unteren Beine fassen gleichzeitig nach. Dann trippelt das Männchen zur anderen Körperseite und wiederholt das Ganze entsprechend. Das Überwechseln zur anderen Körperseite wird bis zu 6mal wiederholt.

Analmarkierung: Das Auftragen eines Sekretes mit herabgekrümmter Abdomenspitze auf die Oberfläche eines Partners, wobei durch das Trippeln und einem betonten Hin- und Herschwenken des Körpers das Sekret verteilt wird. Eingeleitet wird die Analmarkierung in der Regel durch ein Weit-Vorgehen. Abschließend wenden einige Männchen und können so die gesamte Oberfläche bestreichen.

C. Agonistische Verhaltensweisen: Angriff

Positionslaufen: Der Rivale verändert seine Position auf dem Besitzer, dessen Reaktionen, um sein Weibchen abzudecken, gleichgerichtet sind.

Folgende Positionsläufe können unterschieden werden:

a) Schneller Seitenwechsel: Der Rivale läuft oft plötzlich seitwärtsgehend schnell von einer Seite zur anderen.

b) Rundlaufen: Der Rivale läuft seitlich am Körperrand des Besitzers entlang.

c) Flankenbetasten: Der Rivale wendet sich von oben kommend dem lateralen Körperrand des Besitzers zu und fährt mit dem Mund über den Körperrand zu den Beinen.

d) Hinlaufen: Der Rivale läuft geradlinig zu einer auf dem Weibchen ungedeckten Stelle.

Unterschieben: Der Rivale schiebt sich unter das Weibchen oder unter den Besitzer ohne zu beißen. Sind dabei die Ventralseiten zueinander gerichtet, können alle Beine gegen den Oberen schieben, so daß dieser den Kontakt verlieren kann.

Kopfhochwerfen: Ein neben dem Weibchen sitzender Rivale wird vom Besitzer durch hochwerfende Kopf- und Körperbewegungen weggestoßen. Oder der Rivale stößt mit Kopfbewegungen die Beine des Besitzers von der weiblichen Oberfläche, ohne in diese zu beißen.

Beißen: Beim Biß werden die Gliedmaßen des Gegners mit den Mandiblen ergriffen.

D. Agonistische Verhaltensweisen: Abwehr

Sich-Fallenlassen: Einige Käfer (vor allem unwillige oder nicht-rezeptive Weibchen) lassen sich beim Näherkommen eines Artgenossens fallen.

Sich-Ducken: Der Bestiegene drückt seinen Kopf nieder und schlägt seine Fühler (besonders wenn der Kopf bestiegen wurde) unter den Körper. Meist wird auch gleichzeitig das Abdomen hochgehoben.

Weibchenabdecken: Der Besitzer deckt mit seinem Körper das Weibchen gegen den Rivalen ab, der sich entweder neben ihm befindet (Besitzer läuft dem Rivalen auf dem Weibchen entgegen) oder auf den Besitzer gestiegen ist (Positionslaufen, Besitzer reagiert gleichgerichtet). Die vom Rivalen belastete Körperhälfte (vorne oder hinten) wird häufig hochgestellt.

Abrücken: Das beißende Männchen löst während des Kampfes die anhaftenden Tarsen vom Weibchen und steigt von ihr ab.

Tickende Körperausschläge: Der Körper tickt nach rechts und links mit Betonung der hinteren Körperhälfte. Bei starken Ausschlägen wird der Körper noch zusätzlich seitlich hochgeworfen. Dieses Verhalten wird regelmäßig ausgeführt, wenn die Käfer von Artfremden bestiegen werden, kann aber auch innerartlich eingesetzt werden.

Abstreifen: Zwängt sich das Weibchen durch eine Engstelle, wird das aufsitzende Männchen manchmal abgestriffen. Dies kann in einer Blattachsel passieren oder leichter im Gewirr der Grashalme am Boden.

Kotmarkierung: Vor dem Verlassen oder während des Kampfes wird oftmals auf dem Weibchen Kot abgesetzt. Auch der Gegner wird manchmal mit Kot beschmiert.

4. Partnersuche und Paarung

Zur reproduktiven Zeit (etwa ab Mitte Juni) werden die jungen, wuchskräftigen Wurzelreiser der Espe (Spitzlberger 1982) fliegend aufgesucht. Diese werden an sonnenbeschienenen Standorten, besonders nach dem Fällen eines Espenbaumes oder nach Bränden, im ersten Jahr bis zu mannshoch, mit bis zu handtellergroßen Blättern. Zur Partnersuche werden die Pflanzen zu Fuß abgelaufen. Sehr selten werden kurze Strecken im Flug überbrückt. In den meisten Fällen wird der Partner zuerst ganz bestiegen und auch am Männchen wird häufig ein Kopulationsversuch unternommen.

4.1 Suche

Auf der Suche nach einem Partner laufen die Männchen die schlanken Espentriebe einmal oder mehrmals rauf und runter. Zum Umsteigen auf andere Espen werden die Blätter im unteren Bereich benützt und nicht selten die Espe über Grashalme oder andere Pflanzenteile verlassen. (Die horizontale Laufgeschwindigkeit im hohen Gras beträgt etwa 5–8 cm/Min.) Gelegentlich tapsen die Käfer nach einem Nachbarblatt wiederholt ins Leere, das außerhalb ihrer Reichweite liegt; jedoch kann ein Windstoß den Griff zum anderen Blatt und damit den Übergang dennoch ermöglichen. Für ein längeres Verweilen auf erhöhtem Posten sind die Blattränder geeignet. Die Käfer benagen bevorzugt frische Blätter und die aufgewölbten Wipfelblätter bieten sich ein wenig als Verstecke an. Vom Stamm aus werden meist die auf den Blättern sitzenden Artgenossen während des Aufwärts- oder Abwärtslaufes entdeckt. Bewegte Käfer werden weit besser visuell erkannt als ruhende. Die max. Entfernung des visuellen

Erkennens ruhender Artgenossen dürfte kaum mehr als 12 cm betragen. Das entspricht etwa dem Umkreis, den die Pflanze vom Stamm aus betrachtet einnimmt.

Neben der visuellen Erkennung gibt es Hinweise auf Vibrationswahrnehmungen, wenn trotz fehlender Sichtverbindung ein Weibchen „zusammenzuckt", während ein anderer Käfer die Blattunterseite betritt oder ein Männchen sich einem Käfer zuwendet, der sich von hinten nähert, obwohl sonst die Käfer in caudaler Richtung unentdeckt bleiben. Möglicherweise werden in manchen Situationen auch kurze Blattvibrationen aktiv von einem stehenden Käfer ausgelöst.

Aufwärts können die Käfer etwas schneller laufen als abwärts, weil hierbei der übergewichtige Hinterleib nicht gehalten werden muß. Das Abwärtslaufen wird auf „Fremdpflanzen" manchmal durch ein Sich-Fallenlassen verkürzt. Aber auch auf der Espe ist dies eine gelegentlich angewendete Methode, um möglichst schnell (oft mit Erfolg) einen tieferliegenden Artgenossen zu erreichen (s. auch LeCato & Pienkowski 1970). Fallende Käfer können sich meist sofort bei der ersten Berührung ihrer Tarsen mit einem Pflanzenteil festhalten.

Das Ausstülpen des Präputialsackes ist äußerst selten und wird frühestens nach einer Stunde wiederholt. Die Männchen sitzen dabei einzeln auf der Pflanze oder auch ausnahmsweise auf einem anderen Männchen. Danach bleiben sie oft ruhig oder gar versteckt sitzen und gehen nicht auf Partnersuche. Nur einmal konnte bei der nahverwandten Art *M. saliceti* Ws. eine offensichtliche Reaktion eines Weibchens beobachtet werden, das auf das Verhalten des männlichen Artgenossens hin nach stundenlangem Ruhen aus 7 cm Entfernung zu ihm lief und sich besteigen ließ.

4.2 Annäherung

Gesichtete Artgenossen werden meist nicht sofort angegangen, es sei denn der Käfer sieht sich unverhofft in unmittelbarer Nähe eines Partners oder Paares. Bei frühzeitiger Sichtung suchen einige Käfer vorerst die nähere Umgebung ab. Sie können dabei knapp am Paar vorbei- oder halb darüberlaufen und auf einem Umweg wieder zurückkommen oder nähern sich dem Gegenüber erst nach wiederholtem Vor- und Rücklaufen stärker. Der Zeitpunkt der Sichtung ist deshalb nicht immer deutlich zu erkennen, wird aber manchmal durch einen Wechsel in eine intermittierende Gangart verraten. Läßt die Gestalt der Pflanzenteile ein direktes Weglaufen nicht zu (z. B. am Blattende), ist bei einigen Käfern ein zu- und abwendendes Pendeln zu erkennen. Beim Abwenden können die Elytren zum Zeichen der Abflugbereitschaft einen Spalt geöffnet und bei der Zuwendung wieder geschlossen werden.

Vor dem Angriff stoppt der Käfer in der Regel in geringem Abstand (max. 5 cm). Die vorher alternierend, manchmal auch gleichsinnig wippenden Fühler, werden jetzt nur starr vorgehalten und vibrieren von Zeit zu Zeit leicht. Dann läuft der Käfer entweder geradlinig zum Gegenüber oder im Bogen, der ihn oftmals schräg von hinten heranführt. Zumindest die letzten Schritte werden beschleunigt ausgeführt und haben meist die Kuppe (Käfermitte) des Partners zum Ziel.

Die Weibchen zucken manchmal, sobald sie den Ankommenden bemerken, aber es können auch Weibchen und Besitzer absolut ruhig bleiben. Fortlaufende oder sich bewegende Käfer werden eher und schneller bestiegen, als ruhende. Verzögert sich die Annäherung eines Rivalen an ein Paar um längere Zeit, gehen einige Besitzer auf dem Weibchen weit vor und führen eine Analmarkierung oder seltener eine Kotmarkierung aus, während die in Kopula bleibenden Besitzer häufig fächeln. Sie lösen ihre Kopulation jedoch meist schnell, wenn der Rivale in die unmittelbare Nähe kommt.

4.3 Das Besteigen eines Artgenossens

Einige Käfer lassen sich reaktionslos besteigen und fressen z. B. ruhig weiter. Andere versuchen zu fliehen und können nur durch vorsichtiges Vorgehen erreicht werden. So lassen sich die Weibchen oftmals im letzten Augenblick fallen, nicht jedoch

wenn sich das Männchen wieder abwendet (die geringe Pflanzenhöhe erleichtert eine Rückkehr nach dem Fall, bzw. kann ein tiefer liegendes Blatt den Sturz beenden). Ist ein Weibchen erst einmal bestiegen, läßt es gewöhnlich von weiteren Fluchtversuchen ab, insbesondere dann, wenn es am Kopf ergriffen wurde. Durch einen Sturz wird der Aufsteiger in der Regel nicht abgeworfen, sondern bleibt auf der Partnerin. Ein sich fallenlassendes Weibchen kann von einem Männchen, wie einmal beobachtet wurde, mit den flach aufgesetzten Tarsen eines Vorderbeines frei in der Luft gehalten und wieder herangezogen werden. Paarungsunwillige Weibchen können die Einführung des Aedeagus dadurch erschweren oder verhindern, indem sie ihren Hinterleib in eine Blattachsel schieben oder die Abdomenspitze nicht zur Öffnung ventrad biegen. Andere bestiegene Weibchen zeigen durch Laufbewegungen eine gewisse Paarungsunwilligkeit an. Eine erfolglose Hinterbeinabwehr, tickende Körperausschläge oder ein Loslaufen im Wackelgang werden seltener angewendet.

Auch die Männchen versuchen in einigen Fällen einem Bestiegenwerden zu entkommen, indem sie weglaufen oder die Flügel ausbreiten, um zu einem kurzen Abwärtsflug (oder längerem Aufwärtsflug hoch über die Baumwipfel) zu starten, wobei sie selten rechtzeitig wegkommen. Ein Männchen konnte durch einen Biß in das Bein des Gegners ein frontales Bestiegenwerden verhindern und den anderen dann selbst besteigen.

Beim Besteigen streifen gewöhnlich die Palpen über die Oberfläche des Partners. Handelt es sich um ein alleinstehendes Männchen, wird manchmal gleich fühlerwippend nach einem Abstieg gesucht. Andere Männchen werden nur halb bestiegen und an den Flanken untersucht. Meistens erfolgt jedoch auch am Männchen ein Kopulationsversuch und die homosexuellen Besteigungen unterscheiden sich von den heterosexuellen erst nach dem Ansatz des Aedeagus. Homosexuelle Kopulationsversuche werden meist abrupt, spätestens nach 20 Sekunden, abgebrochen. Anschließend werden die Männchen bald darauf verlassen, auch wenn die Besteigung in sehr erregtem Zustand geschah.

Der Bestiegene reagiert gewöhnlich mit Sich-Ducken. Die untergeschlagenen Fühler können dabei auf engstem Raum vibrieren. Ein Männchen, an dem die flache Aedeagusspitze mehrmals hebelnd angesetzt wurde und immer wieder klickend abrutschte, öffnete schließlich seine Abdomenspitze durch leichtes Abwärtsbiegen und gewährte so Einlaß. Nach dem Besteigen eines Männchens folgt gewöhnlich ein ähnlich ablaufender Gegenaufstieg. Weitere, unmittelbar folgende Rollenvertauschungen werden meist unvollständiger ausgeführt und beinhalten keinen Kopulationsversuch mehr oder können soweit reduziert sein, daß ein kurzer Lauf in Richtung des anderen wieder abgebrochen wird.

Der Besteiger dreht sich oftmals sofort in die zum Partner parallele Blickrichtung und kann, wenn es sich um ein Weibchen handelt, nach einem Rückwärtsschreiten seinen Aedeagus gleich richtig einführen. Andere wenden vorerst mehrmals mit ventral geneigtem Kopf und Abdomenspitze auf dem Weibchen, gehen weit vor und trippeln erregt. Diese Wendungen werden manchmal auch dann eingeschoben, obwohl das Männchen kurz vor der Aedeaguseinführung stand. Auf der Suche nach der Geschlechtsöffnung kann die im Längsschnitt etwa rechtwinkelige Abdomenspitze durch Körperjustierungen mit dem Aedeagus abgefahren werden. Vor dem Ansetzen wird oft eine leichte Wölbung des Präputialsackes für kurze Zeit an der abgeschrägten Aedeagusspitze sichtbar.

Sperrt man einige Käfer beiderlei Geschlechts in eine Plexiglasschachtel, versuchen manche Männchen auf glatten Gegenständen, die gewölbt oder auch eben sein können, zu kopulieren, indem sie mehrmals wenden und eine Ansatzstelle für den Aedeagus suchen. Dieser Ort kann auch aggressiv mit Biß verteidigt werden. Weibliche Duftstoffe, die Oberflächenbeschaffenheit, sowie die Wölbung des Gegenstandes scheinen hier das Verhalten auszulösen.

4.4 Kopula

Die Kopulationszeiten sind unterschiedlich lang und betragen zum Teil über 12 Stunden, doch bleiben die Paare selten so lange ungestört (s. auch DICKINSON 1986; KIRKENDALL 1983, 1984). Der Aedeagus ist dabei stets eingeführt und wird nur zu kurzen Kopulationsunterbrechungen gelöst, die oft mit der Kotabgabe des Weibchens zusammenfallen. Bevor die Kopulation wieder fortgesetzt wird, geht das Männchen meist weit vor, unternimmt eine Analmarkierung und verweilt noch etwas auf der Kuppe des Weibchens.

Die Kopulation ist nur vom Rücken des Weibchens aus möglich. Der Elevationswinkel des Männchens beträgt etwa 60°. Zur Nahrungsaufnahme muß das Männchen vom Weibchen absteigen und verbindet dies in der Regel mit einem kurzen Ausflug in die nähere Umgebung, wobei andere Käfer bestiegen werden können oder das Männchen kehrt wieder zu seinem Weibchen zurück.

Während der Kopula wippen die Fühler leicht oder werden ruhig gehalten. Manchmal können regelmäßig wiederkehrende Phasen – eine rhythmische, fächelnde und ruhende – unterschieden werden. In der rhythmischen Phase werden Kopf und Halsschild regelmäßig eingezogen und dabei gleichzeitig der Aedeagus in die Vagina gedrückt. Ein Männchen führte dies z. B. jeweils 8- bis 9mal im Rhythmus von 11,8 ± 0,8 Sek. aus. Danach fächelt das Männchen und schwenkt seinen Körper, wie oben schon erwähnt, mit Drehpunkt Aedeagus wiederholt nach rechts und links (Ausschwenkwinkel 45 bis 90°). Die Beine werden dabei ständig in Bewegung gehalten und sind zum einen mit Trippeln, zum anderen mit Fächeln beschäftigt. Seltener stößt sich ein Hinterbein von der Unterlage ab und wirft das Paar hin und her. Die Fächeltätigkeit kann unterschiedliche Intensitäten annehmen und mehr oder weniger vollständig ausgeführt werden. (Zum Kopulationsbeginn wird meist ein Trippeln und kein Fächeln eingesetzt.) Das Fächeln dauert etwa 10 bis 30 Sekunden, danach wird eine Pause von 3 bis 5 Minuten oder wesentlich länger eingelegt, um dann wieder mit der rhythmischen Phase zu beginnen.

4.5 Abstieg

Der Besitzer verharrt auf seinem Weibchen oft halb abgestiegen und hinterläßt auf ihr beim weiteren Abstieg ein weiches Kotwürstchen. Nicht-kotabgebende Besitzer kehren nach einer Blattnahrungsaufnahme für eine kurze Kotmarkierung nochmals zu ihrem Weibchen zurück. Angetrockneter Kot ist deshalb auf den Elytren vieler Weibchen zu finden.

5. Rivalenkämpfe

Begegnet ein Männchen (Rivale) einem Paar, hat es mehrere Möglichkeiten:
(1) die Suche nach einem (freien) Weibchen fortzusetzen,
(2) in Paarnähe zu bleiben und zu warten,
(3) das Paar durch Vorbeiläufe zu stören oder
(4) das Paar anzugreifen.

In der reproduktiven Zeit wird auf kurz oder lang die Möglichkeit (4) am häufigsten angewendet. Der Kampfverlauf ist von den zufälligen, äußeren Umständen, der Einsatzstärke und Geschicklichkeit, dem Einsatz von Duftstoffen und vermutlich nicht so sehr von der Körpergröße abhängig.

Die weiblichen Aggressionen gegenüber Artgenossen sind gering. Im äußersten Fall läuft ein Weibchen ruckartig auf ein anderes Paar zu, stoppt unmittelbar mit wippenden Fühlern davor und drängt es ein wenig ab.

5.1 Aufstieg auf den Besitzer

Nähert sich der Rivale dem Paar von hinten, wird er gewöhnlich zuerst den Besitzer berühren und diesen besteigen. Laterale und selbst frontale Besteigungen kommen

ebenso vor. Der Aufstieg erfolgt meist im Vorwärtsgang, manchmal auch im Seitwärtsgang.

Mit dem Besteigen des Besitzers ist der Rivale der unmittelbaren Gefahr gebissen zu werden aus dem Wege gegangen. Gleichzeitig ist der Besitzer im höchsten Grade gestört und muß auf die Attacken des Rivalen reagieren. Seine Kopulation wird der Besitzer spätestens dann lösen, wenn der Rivale auf ihm vorgeht, um ebenso nach vorne zu gehen. Besitzer, die schon vor der Annäherung des Rivalen die Kopulation lösten, können schneller auf die Positionsänderungen des Rivalen reagieren. Schreitet der Rivale auf dem Besitzer nach hinten, geht auch dieser nach hinten und hält entweder in der Mehrzahl der Fälle sein Abdomen hoch oder er schreitet so weit auf dem Weibchen rückwärts, bis er einen rechten Winkel zu ihr einnimmt. In beiden Fällen ist die Abdomenspitze des Besitzers weit genug von der des Weibchens entfernt, sodaß er gefahrlos einen Kopulationsversuch über sich ergehen lassen kann.

Anfangs trippelt der Rivale häufig auf dem Besitzer und kann all die bereits oben beschriebenen Verhaltenselemente eines Besteigers anwenden. Nach einem Kopulationsversuch verweilen einige vorerst auf der Kuppe des Besitzers und putzen z. B. ein Beinpaar. Andere steigen unmittelbar danach ab, um einen neuen Angriff zu starten, der dann häufig aggressiver ausfällt und eher die Beine des Besitzers zum Ziel hat. Häufig folgt jedoch nach dem Kopulationsversuch ein Positionslaufen. Hierbei kann einerseits eine ungedeckte Stelle des Weibchens erreicht werden (z. B. durch schnellen Seitenwechsel), zum anderen eine Bißansatzstelle gefunden werden. Ein Biß in die Schiene ist jedoch nur möglich, wenn diese in etwa senkrecht vor dem Mund steht.

Manchmal kann sich der Rivale über den Körperrand des Besitzers oder bis hinab zum Bauch des Weibchens schieben, sofern hier ein Freiraum vorhanden ist (z. B. wenn das Weibchen auf einem Blattstiel sitzt). Besitzer, die sich nicht ebenfalls zum Bauch des Weibchens geschoben haben, spüren nun nicht mehr den Rivalen auf ihrem Rücken und gehen zurück zur Kuppe des Weibchens. Kommt dann nach gewisser Zeit der Rivale von unten wieder hoch, kann er häufig einen Biß in ein Bein des Besitzers, auf das er dann als erstes stößt, anbringen. Schiebt sich der Rivale hingegen unter den Bauch des Besitzers, kann dieser auf Ortsveränderungen des Rivalen mit gleichgerichtetem Positionslaufen reagieren, obwohl es in diesem Fall wohl seine Wirkung verfehlt. Eine wirksame Abwehr mit allen sechs Beinen aus der Rückenlage ist bei der hier beschriebenen Käferart selten zu beobachten.

Nach erfolglosem Positionslaufen (d. h. wenn der Rivale keinen Biß anbringen oder sich dazwischendrücken konnte) steigt der Rivale meist ganz ab, um kurz darauf einen weiteren Angriff zu starten. Der zurückgebliebene Besitzer nimmt meist eine der beiden folgenden Positionen auf dem Weibchen ein: Entweder geht er zurück zur Kuppe und bleibt dort gewöhnlich fühlerwippend auf erhöhtem Posten, bevor er sich wieder seiner Partnerin zuwendet (z. B. trippelt, weit vorgeht, analmarkiert und wieder zur Kopula schreitet), oder er bleibt seitlich an der Abstiegstelle, den Körper bis zur Blattoberfläche herabgedrückt und gibt ihr dort vollständige Deckung; auf der anderen Seite des Weibchens bleibt jedoch über die Hälfte unbedeckt. Welche Position auf dem Weibchen sich als günstiger erweist, hängt von der neuen Angriffsrichtung des wiederkehrenden Rivalen ab. So blieb ein nach hinten blickender Besitzer seitlich am Weibchen angeklammert und bemerkte zu spät, daß der Rivale im Bogen zurückgekommen und bereits über den Kopf des Weibchens gestiegen war. Als der Besitzer sich anschickte, rückwärtsgehend zur Kuppe zurückzukehren, wurde sein Hinterbein vom Rivalen mit den Mandibeln ergriffen und hochgestemmt und der Besitzer mußte wehrlos alle Bewegungen des Rivalen mitmachen, der auf dem Weibchen wendete und zur Kopulation schritt. Endlich losgelassen, lief der Besitzer (es war die 3. Kampfrunde) eilends davon.

5.2 Beißen

Kann bei den Eroberungsversuchen ein Biß angebracht werden, ist dies gewöhnlich ein entscheidender Eingriff im Ablauf der Geschehnisse. Beim Biß wird der Gegner mit den Mandibeln festgehalten. Häufigster Ansatzpunkt ist der basale, vierkantige

Teil einer Schiene, die hier besonders sklerotisiert ist, aber auch die Schenkel (nur kurzzeitig), die leicht unterschlagbaren Fühler oder Mandibeln werden ergriffen. Eine Auswertung von 92 beobachteten Bissen (Beißzeit über 5 Sek.) ergab, daß 58mal die Vorder-, 16mal die Mittel-, 10mal die Hinterschiene, 6mal die Mandibeln und nur 2mal die Fühler erfaßt wurden.

Nach dem Festbeißen versucht der Beißende das Bein des anderen hochzustemmen und von sich wegzudrücken. Die Reaktion des Gebissenen ist, die entsprechende Körperpartie nach unten zu drücken. Der Biß in ein Hinterbein kann sich für den Gebissenen besonders kritisch auswirken, da er nur wenig Gegendruck auszuüben vermag. Nach längerem „Tauziehen" verrutscht die Bißstelle oft distad. Beschädigte Gliedmaßen sind selten.

5.2.1 Besitzer beißt

Einige Besitzer beißen nur kurz und „stellen" das Bein des Rivalen weiter von sich entfernt wieder ab (Kurzzeitbiß). Sehr häufig wird jedoch der Biß länger gehalten (Langzeitbiß). Die mittlere Dauer der Langzeitbisse liegt bei etwa 5 Min. (max. 58 Min., siehe Abb. 2). Sind beide Männchen mit ihren Beinen auf dem Weibchen, schieben sie meist gegeneinander. Ein beidseitiges Ziehen entsteht häufig erst dann, wenn eines der Männchen vom Weibchen abgedrängt wurde.

Leistet der Rivale ausnahmsweise keinen Widerstand, wird er vorerst weit vom Weibchen geschoben, meist in ihrer Längsrichtung. Der Besitzer bleibt dabei mit den Tarsen seiner nach hinten gestreckten 6 Beine auf dem Weibchen haften. Bleibt der Rivale weiterhin inaktiv, tendiert der Besitzer wieder zur Weibchenmitte.

Bei lang andauernden Kämpfen versuchen manche Besitzer wieder in die Paarungsposition zu kommen und zu kopulieren. Dies gelingt ihnen oftmals bei nachlassender Zugspannung oder bei stärkerer Zugspannung, wenn diese mehr nach oben gerichtet ist. In Kopulation Gegangene fächeln selten oder bewegen nur andeutungsweise die Tarsen ein wenig auswärts. Bei sich ändernder Zugrichtung kann die Kopulation wieder gelöst werden.

Nachdem gebissen wurde, dauert es meist nicht lange, bis sich das Weibchen in Bewegung setzt. Durch ihre Laufbewegungen ändert sich der Kampfort und kann ansonsten verfahrenen Situationen eine neue Richtung geben. Unter Zugbelastung drängt das Weibchen in die Gegenzugrichtung und wendet sich von dem Rivalen (bzw. von dem auf der Pflanze Ziehenden) ab. Dabei kommt der Besitzer zwangsläufig in eine nach hinten blickende Lage. Erreicht das Weibchen den Blattrand, läuft es diesen weiter ab und findet hier, die Schienen über den Blattrand geschlagen, besonders guten Halt. Unter Zugbelastung biegen sich die Blattränder oftmals zueinander und können eine starke Spannung aufbauen. Einigen Weibchen gelingt es trotz starker Zugspannung das ganze Blatt zu umrunden und kommen dem Rivalen wieder entgegen, wiederholen dann das Ganze rückläufig oder laufen am Rivalen vorbei und streben dem unteren Pflanzenbereich zu (Abb. 1).

Bekommt der Rivale seinen ganzen Körper auf die andere Seite eines Blattrandes oder Blattstieles, so daß die Bißstelle an der Pflanzenkante aufliegt, kann er so seine Position arretieren. Genau dabei kommt es jedoch gelegentlich vor, daß eine Schiene neben der Gelenkstelle abbricht, vielleicht dann, wenn nach einem kurzen Nachlassen ein verstärkter Zug folgte. Die Fähigkeit des Durchbeißens von Gliedmaßen kann wohl ausgeschlossen werden.

Gewöhnlich finden die Kämpfe auf der Blattoberseite statt, da sich die Weibchen hier leichter festhalten können oder am dünnen Stamm. Kämpfe auf der Blattunterseite, wo die Käfer sich oftmals bei Regen oder starker Sonneneinstrahlung aufhalten, werden oft schneller entschieden. Ein hochgestemmter Käfer kann hier leichter den Kontakt zur Oberfläche verlieren und wird dann oft einfach fallengelassen. Oft werden die Mandibeln genau in dem Augenblick geöffnet, wenn sich kein Bein mehr des Gegners irgendwo verhakt, er also nicht mehr den geringsten Widerstand zu leisten imstande ist. Einsatzschwächere Rivalen, die nicht jede Griffmöglichkeit sofort wahrnehmen, können auch über längere Zeit frei schwebend gehalten werden.



Abb. 1: Eine Kampfsituation beim Espenblattkäfer *M. tremulae* (L.): Der Besitzer läßt den auf dem Blatt sitzenden Rivalen nicht los, während das Weibchen stammabwärts drängt.

Der Kontakt zum Weibchen geht manchmal verloren (in 30 % der beob. Fälle), nicht immer weil die Zugkräfte zu stark werden, sondern weil das Männchen die anhaftenden Tarsen löst und absteigt. Die Männchen bleiben danach weiterhin verbissen (bis zu 20 Min.). Das abrückende Weibchen sucht häufig gleich das Weite, andere kommen zurück, laufen über die Männchen und gehen dann fort. Andere Weibchenverluste entstehen nach einem Sturz des Weibchens oder bei Störung durch ein drittes Männchen.

Wurde ein Biß vorerst vermieden und ist der Rivale auf den Besitzer gestiegen, können auch in dieser Position (der Zweitaufsitzerposition) noch Bisse erfolgen. So kann der Rivale beim Flankenbetasten ein Bein des Besitzers erreichen oder er übertritt beim Wenden mit einem Bein den Kopf des Besitzers und wird in dieses gebissen. Konnte z. B. der Besitzer den auf ihm sitzenden Rivalen ins Vorderbein beißen, wird er ihn gewöhnlich weitmöglichst hochhalten, weg vom Weibchen und da der Rivale meist keinen Angelpunkt außerhalb des Besitzers erreichen kann, ergeben sich hierbei die längsten Beißzeiten mit unveränderter Position (bis zu 30 Min.). Einigen gelingt es jedoch herumzuschwenken und in die „Tauziehlage" zu kommen.

5.2.2 Rivale beißt

Ist der Rivale das zuerst beißende Männchen, stehen seine Gewinnaussichten schon wesentlich günstiger, wenn auch noch unter 50 % (25 von 58 Fällen, s. Tabelle). Er befindet sich in einer anderen Kampfausgangsposition als der Besitzer, da er einen geringeren Oberflächenanteil am Weibchen hat und die Beine der beiden Partner auseinanderhalten sollte. Kommt er in die Position des Besitzers, gilt natürlich das bereits Gesagte. Ein Biß wird manchmal erst dann angebracht, wenn der Rivale mit den Palpen über die Oberfläche des Weibchens streift und dabei auf ein Bein stößt. Bisse in die Beine des Weibchens bilden die Ausnahme: Ein am Hinterbein ergriffener Be-

sitzer konnte durch einen Biß in ein Bein des Weibchens ein Abgedrängtwerden verhindern. Ein desorientierter Rivale, der mit den Mundteilen an den Beinen des Weibchens war, biß schließlich in die Tarsen seines Vorderbeines, bestieg dann den Besitzer, der vom Weibchen abrückte, und hielt den Biß 8 Minuten lang mit erhobenem Kopf.

Nach dem Zubeißen kann der Rivale den Besitzer, bevor dieser mit verstärktem Gegendruck reagiert, oftmals gleich ein Stück von sich schieben und so Raum auf dem Weibchen gewinnen. Bei stärkerer Abdrängung kann der Besitzer seinen Körper um die Bißstelle schwenken und seitlich am Weibchen festgeklammert bleiben. Da die nicht-gebissene Seite meist r dem Weibchen stärker genähert ist als die gebissene, kommt der Besitzer beim Herumschwenken oft zwangsläufig mit dem Mund in die Nähe der Beine des Rivalen und kann hierbei einen Gegenbiß anbringen, was nach längerem Ringen oft in einem Unentschieden endet, d. h. alle Käfer trennen sich. Einen Gegenbiß konnte ein Rivale dadurch verhindern, daß er rechtzeitig seinen Biß löste, dann auf die andere Seite des Besitzers überwechselte und erneut biß. In seltenen Fällen schwenkt der beißende Rivale herum, steigt auf den Besitzer und zieht dann in der Zweitaufsitzerposition das Bein nach oben.

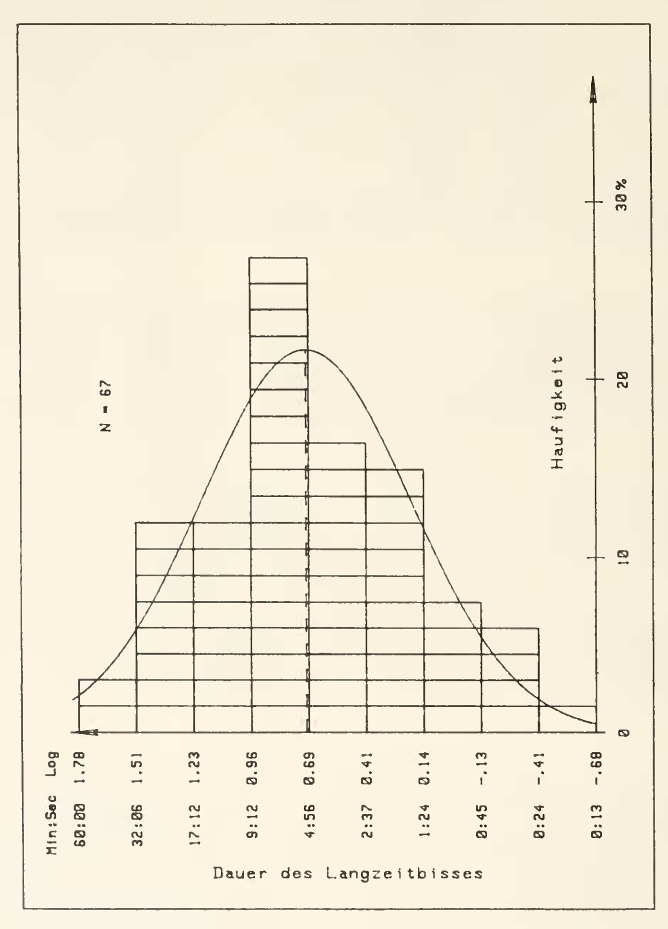


Abb. 2: Logarithmische Häufigkeitsverteilung der Dauer der Langzeitbisse bei *M. tremulae* (L.).

Besonders leicht kann der Besitzer vom Weibchen geschoben werden, wenn er erst nach dem Gebissenwerden die Kopulation löst und nicht rechtzeitig auf ihr vorgegangen ist. Bleibt er in Kopula, vermag er zwar einem längeren Hintüberdrücken standzuhalten, doch wenn der Winkel zum Weibchen zu groß wird, ist er gezwungen das Widerlager der geschlechtlichen Verankerung zu lösen und ist damit gewöhnlich auch gleich ganz vom Weibchen getrennt.

Das Weibchen wird auch mit zwei schiebenden Männchen auf dem Rücken nicht lange ruhig sitzen bleiben, sondern zu laufen beginnen. Die damit ins Spiel kommende Dynamik bringt wechselnde äußere Umstände mit sich. Gelegentlich zwängt sich das Weibchen durch einen Engpaß oder der Rivale steigt trippelnd auf einen „scheinbar vorbeifahrenden" Zweig um.

Beißt der Rivale aus der Zweitaufsitzerposition ins Vorderbein des Besitzers, wird dieser entweder seine gebissene Körperseite nach unten drücken, eine Reaktion auf den Biß, wobei es dem Rivalen meist gelingt herumschwenkend abzusteigen und in die Tauziehlage zu kommen, oder der Besitzer stellt seinen Vorderkörper hoch und reagiert somit auf die Position des Rivalen und hält ihn fern vom Weibchen. Im letzteren Fall ging ein Besitzer ganz langsam rückwärts und war nach 5 Min. schließlich vom Weibchen abgerückt.

6. Das Verhalten anderer *Melasoma*-Arten

Die Kampfabläufe anderer Melasoma-Arten ähneln weitgehend den hier beschriebenen. Im Kopulationsverhalten gibt es jedoch – abgesehen von *M. saliceti* Ws. – erhebliche Abweichungen.

6.1 *Melasoma populi* (L.)

Der größere (10–12 mm) Pappelblattkäfer, *M. populi* (L.), legt seine violettbraunen Eier aufrecht aneinandergereiht an die Blattunterseite oder Rinde älterer, niedriger Espen ab und ist zur Eiablage nicht in dem Maße wie *M. tremulae* auf die salicinarmen Wurzelreiser angewiesen. Er beginnt mit Flug und Eiablage schon viel früher im Jahr und nach Gäbler (1955) treten 2 bis 3 Generationen pro Jahr auf.

Während der Kopulation können drei Phasen unterschieden werden, die des Beugens, Streichelns und Pressens. Sie laufen kontinuierlich nacheinander ab. In der Beugephase werden die Beine etwa 25- bis 30mal leicht angewinkelt, so daß sich der Körper dem weiblichen nähert. Die Fühler wippen dabei nach unten. Anschließend beginnt das Streicheln der Hintertarsen mit (leicht kreisenden) Vor- und Rückbewegungen über die Elytren. Unmittelbar darauf, in der Phase des Pressens, werden Kopf und Halsschild eingezogen, die Beine und Fühler bleiben starr, während die Abdomenspitze und der Aedeagus vor- und rückvibrieren. Ein Fächeln der Männchen wurde während 3- bis 5stündiger Kopulationszeiten nicht beobachtet.

6.2 *Melasoma saliceti* Ws.

Der Weidenblattkäfer *M. saliceti* Ws. entwickelt sich in der Regel auf der Purpurweide, *Salix purpurea* L. (Weise 1884, 1901). Die weißen, gelben oder durchsichtiggrünen Eier werden ab Ende Mai an der Blattunterseite meist frischer Triebe abgelegt. Die dunklen Larven gehen zum Vorpuppenstadium im Juli/August in die Erde und entwickeln sich dort zum Käfer, die dann bis zum nächsten Frühjahr verborgen bleiben. Ein anderer Entwicklungsrhythmus wurde auf der Kulturform „Nana" der Purpurweide beobachtet: Die Larven verpuppten sich hängend in den Zweigen – später im Jahr – und die Käfer ernährten sich noch im November nach schwachen Frostnächten von der Rinde und den Knospen.

Während der Kopulation wechseln die Männchen zwischen zwei Stellungen, der Normalstellung: Körper etwa 60° zum Weibchen geneigt, Aedeagus normal eingeführt – und der Spreizstellung: Elevationswinkel 90°, gekrümmter Aedeagus steht quer in

der weiblichen Geschlechtsöffnung. Zeitmessungen über 6 h an einem ungestörten Paar ergaben 6 ± 2,1 Min. zu 11 ± 4,6 Min. (n = 20) für die durchschnittliche Dauer der Normal- und Spreizstellung. Beim Übergang von der Normal- zur Spreizstellung wird regelmäßig ein Fächeln eingeschoben, wobei der Aedeagus in der Vagina hin- und hergedreht wird. Beim Übergang von der Spreiz- zur Normalstellung wird häufig eine Analmarkierung eingeschaltet.

6.3 *Melasoma aenea* (L.)

Die auf Erlen lebende Art, *M. aenea* (L.) (Lipp 1935), die neuerdings in die Gattung Linaeidea gestellt wird (Döberl, pers. Mitt.), bleibt oft länger als 12 h verpaart, ohne jedoch ständig zu kopulieren. Der Käfer wechselt zwischen einer Kopulationsphase (Aedeagus normal eingeführt) und einer Aufsitzphase (Männchen weiter nach hinten gerutscht, die Vorderbeine auf die Schultern gelegt) in einem für ein bestimmtes Paar konstantem Rhythmus. Es wurden die Zeiten 18 ± 1 zu 11 ± 3 Min. (n = 5) und 32 ± 3,8 zu 38 ± 4,1 Min. (n = 5) für die durchschnittliche Dauer der Kopulations- und Aufsitzphase an zwei Paaren registriert. Nach der Kopulationsphase geht das Männchen abrupt weit vor und trippelt mit leicht abwärtsgekrümmter Abdomenspitze, ohne diese jedoch auf die Elytren des Weibchens aufzusetzen. Es konnte also bei *M. aenea* keine Kontaminierung beobachtet werden, obwohl die Verhaltensweisen Weit-Vorgehen, Trippeln und Körperschwenken ausgeführt werden.

Bei den Kämpfen tritt das Wehrsekret auf der zum Gegner weisenden Seite hervor. Der Besitzer löst die Kopulation gewöhnlich nicht, wenn sich ein Rivale nähert und kann während der Kopula vollständig hintübergedrückt werden.

7. Diskussion

Kämpfe zwischen den männlichen Espenblattkäfern, *Melasoma tremulae* (F.), bei denen mechanische und chemische Hilfsmittel eingesetzt werden, regeln die Besitzverhältnisse am Weibchen. Während der reproduktiven Zeit bleiben die Männchen (Besitzer) über viele Stunden auf dem Weibchen in Kopula und verteidigen es gewöhnlich vehement gegen andere Männchen (Rivalen). Die Kampfabläufe zeigen eine große Vielfalt. Überraschungsmomente und Änderungen in der Kampftaktik könnten die Erfolgschancen erhöhen, da der Gegner nicht auf alle Varianten gleichgut gefaßt sein kann. Z. B. änderte ein Besitzer während eines Positionslaufens seine sonst übliche Taktik des gleichgerichteten Vorlaufens und konnte somit den Rivalen, indem er zurückblieb und ihn auf das Weibchen steigen ließ, am Hinterbein ergreifen und vom Weibchen abdrängen.

Die Weibchen werden in der Regel gewissenhaft gegen den Rivalen abgedeckt, wobei der Besitzer mit allen Beinen auf dem Weibchen bleibt und nicht wie z. B. bei *Agelastica alni* (L.) gelegentlich halb absteigt, welcher mit seinen längeren Fühlern, besserem Rundumblick und langen Aufsitzphasen mit nicht-eingeführtem Aedeagus eine größere Beweglichkeit auf dem Weibchen zeigt. Bisse erfolgen grundsätzlich nur am besetzten Weibchen. Die langen Beißzeiten reduzieren vermutlich zusammen mit der chemischen Abwehr die Kampfbereitschaft des Gegners, die auch durch ein Abrücken vom Weibchen vermindert werden kann. Häufig (durchaus nicht immer) sucht der Festgehaltene nach sehr langen Beißzeiten das Weite, aber schnelle, unverhoffte Deplazierungen können auch zum Kampfabbruch führen. Durch die Laufbewegungen des Weibchens können sich die Kämpfe verschärfen und die Kampfzeiten verkürzen, was beides in ihrem Interesse liegen sollte. Die Zielhandlung kämpfender Männchen ist offensichtlich in die Erstaufsitzerposition zu kommen, d. h. die Oberfläche des untersten Käfers für sich zu beanspruchen. Die Prüfung des Geschlechts ist zweitrangig.

Während der Paarung ein ruhiges Weibchen zu haben, scheint für die Männchen bedeutsam zu sein. Das Weit-Vorgehen, das viele Käferarten in ähnlicher Weise praktizieren, könnte ein ursprüngliches Verhaltenselement sein, um das Weibchen am Weiterlaufen zu hindern. Ähnlich könnte bei anderen Käferarten, wie z. B. *Phyllodecta ti-*

bialis Suff. (Görnandt 1955, s. auch Lew & Ball 1979), das Zurückkämmen der weiblichen Fühler den gleichen Ursprung haben und gleichzeitig stark stimulierend wirken. Auch bei der beschriebenen Art hemmt ein mehrmaliges Weit-Vorgehen den Bewegungsdrang des Weibchens. Häufiger wird jedoch dieses Verhalten am stehenden Weibchen ausgeführt und leitet mitunter das Markierverhalten ein. Zusammen mit dem Trippeln scheint es das Weibchen zu beruhigen, bzw. zu stimulieren.

7.1 Der Einsatz chemischer Reize

Eine Analmarkierung wird häufig während (Kopulationsunterbrechungen), am Ende der Kopula und gelegentlich der Annäherung eines Rivalen vorgenommen. Bei der nahverwandten Art *M. populi* (L.) werden hierbei reichliche Mengen eines durchsichtigen Sekretes aus der Afterröhre deutlich sichtbar abgegeben. Bei dieser Art markieren nicht nur die Männchen, sondern auch die Weibchen ein anderes Weibchen. Bei *M. saliceti* Ws. ist ebenfalls eine klebrige Flüssigkeit zu erkennen, die dann später zu weißen Flöckchen erhärtet und überall auf Männchen und Weibchen zu finden ist. Bei *M. tremulae* ist beim Hin- und Herwischen der Abdomenspitze das Sekret mit bloßem Auge kaum erkennbar. Die Funktion der Analmarkierung kann beim Ampferblattkäfer *Gastrophysa viridula* Deg. gedeutet werden: Nach durchschnittlich knapp einstündiger Okkupationzeit (52 ± 28 Min., n = 23, max. [nach Engel 1956] 2,5 h) mit eingefahrenem oder untergehaktem Aedeagus werden die Weibchen dieser Art rundum analmarkiert und dann über einen bestimmten Zeitraum gemieden, d. h. wie Männchen nur kurz bestiegen. Eine Übertragung männlicher Sexualpheromone mit anti-aphrodisischer Wirkung könnte das Meiden der Weibchen nach der Analmarkierung erklären. Solch ein Meiden ist jedoch bei *M. tremulae* nicht zu beobachten. Hier könnte die Analmarkierung der chemischen Abdeckung dienen und die mechanische Abdeckung unterstützen.

Desweiteren wird das Weibchen gelegentlich, sowie fast immer am Ende der Kopula mit Kot markiert. Während des Angriffs gibt das Männchen häufig genau in dem Augenblick Kot ab, wenn es gebissen wird. Der Kot hat also vermutlich eine antagonistische oder abstoßende Wirkung. Unmittelbare Reaktionen des Gegners oder des Besitzers sind allerdings nicht zu erkennen – längerfristige Wirkungen wären denkbar. Ob die häufigen Kotabsetzungen auf den Blättern eine dichteregulierende Funktion haben, ist jedoch fraglich. Bleibende Käferansammlungen können jedenfalls nur bei Jungkäfern und mitunter bei Frühjahrstieren beobachtet werden.

Den anti-aphrodisischen oder antagonistischen Substanzen stehen vermutlich aphrodisische Reize gegenüber. Beim Fächeln (s. auch Matthes 1970) könnten mittels der Tarsen Duftstoffe von der weiblichen Elytrenoberfläche aufgenommen und freigesetzt werden. Oder es könnten auch Pheromone des männlichen Genitals zur Wirkung kommen, die nach vorne gefächelt werden. Letztere könnten dem Weibchen deutlicher nach einer Wendung dargeboten werden und das Heranführen des Aedeagus an den Mund des Weibchens könnte eine recht aufdringliche Form der Duftpräsentation sein. Gewöhnlich werden die Weibchen dadurch paarungsbereit und gewähren mit erhobenem Hinterleib und herabgekrümmter Abdomenspitze Einlaß. Auch beim mehrmaligen Ausstülpen des Präputialsackes alleinstehender Männchen könnten Sexuallockstoffe abgegeben werden. Klare Zusammenhänge können hier nur weitere Untersuchungen erbringen.

Als weitere chemische Mittel sind das Wehrsekret mit aus Salicylsäure synthetisierten Wirkstoffen und der Speichel zu nennen. Während bei *M. populi* am angreifenden oder gebissenen Männchen oftmals deutlich das Wehrsekret zu erkennen ist, das an der zum Angreifer weisenden Seite aus Halsschildwulst, Elytrenrand und einem Streifen über den Elytrenrand gepreßt werden kann, wird bei den Kämpfen zwischen *M. tremulae*-Männchen dieses Wehrsekret fast nie sichtbar. Mit Wehrsekret behaftete Weibchen werden im allgemeinen von den Männchen gemieden. Überfallen Ameisen einen Espenblattkäfer, an dem sich deutliche Tropfen des Wehrsekretes bilden, lassen sie bald unter Zuckungen von ihm ab. Noch verheerender wirkt das Wehrsekret der

leichter verletzbaren Larven mit ihren ausstülpbaren Segmentaldrüsen (Claus 1862; Verhoeff 1917) auf Ameisen, die sich sofort unter starken Zuckungen fallen lassen und am Boden teilweise versuchen das Sekret an einem Gegenstand abzuwischen. Bringt man eine Larve mit ausgestülpten Segmentaldrüsen in die Nähe eines Käfers, weicht er dem starken Geruch aus; kopulierende Männchen beginnen meist zu fächeln und in einigen Fällen wird offensichtlich der Biß vorzeitig gelöst.

Beim Fressen am Blatt wird eine bräunliche Flüssigkeit, vermutlich Speichel, abgegeben und von einem später an diese Stelle kommendes Männchen offensichtlich wahrgenommen. Setzt man ein Weibchen auf die menschliche Haut, beginnt es sofort über eine größere Fläche ihren Speichel zu verteilen und führt dies selbst dann noch fort, nachdem es auf ein Espenblatt zurückgeschoben wurde (s. auch Eberhard 1981). Die Reaktionen deuten darauf hin, daß es vermutlich nicht die Nährstoffe der Haut sind, die das Weibchen aufnehmen möchte, sondern die Speichelabgabe könnte eine Reaktion auf den Geruch der Haut sein. Oft werden die Weibchen auf der Haut zunehmend unruhiger und die mit diesen Weibchen verpaarten Männchen lösen schließlich die Kopulation und steigen ab. Andererseits scheinen bei den Käfern auch besondere Nahrungsbedürfnisse vorzuliegen, da beobachtet wurde, wie ein Weibchen 15 Min. lang an trockenem, weißem Vogelkot leckte, den es mit Speichel verflüssigte. Sehr wenige Weibchen begannen in der Nähe des (schwitzenden) Beobachters mit der Speichelverteilung auf einem Espenblatt. Eine Eiablage folgte danach nicht. Das Verhalten der Männchen ist in diesem Punkt deutlich verschieden; sie tupfen höchstens einen hervorgebrachten Speicheltropfen auf der menschlichen Haut ab. Ein Abtupfen des Speichels auf der Nährpflanze konnte bei einem Rivalen beim Vorbeilauf an einem mit Kot markiertem Paar beobachtet werden, von dem er sich zuvor entfernt hatte, worauf der Besitzer abstieg und den Speichel betastete. Vielleicht hat die Speichelabgabe eine kompensierende Wirkung gegen starke Gerüche, wenn nicht andere Gründe vorliegen.

7.2 Die Orientierung auf dem Partner

Die Wendungen auf dem Partner dienen sicherlich nicht primär der Orientierung, denn die Männchen wenden auch in Situationen, in denen die Orientierung längst bekannt sein müßte, z. B. zwischen und nach der Kopulation. Auch der Gegner erfährt nach dem Kampf bei Abwesenheit des Weibchens oft viele Wendungen und wird auf diese Weise bearbeitet. Ungewöhnlich häufige (60) Wendungen vollzog ein nicht nach vorne gehender Rivale auf einem nicht die Kopulation lösenden Besitzer mit je einem Kopulationsversuch an seiner Abdomenspitze. Am Kopf hielt er sich weniger lange auf und unternahm dort nur drei „Kopulationsversuche". Die häufigen Wendungen auf dem Partner könnten als ein Hin- und Herpendeln zwischen der Duftpräsentation und der Kopulationsbereitschaft verstanden werden.

Daß die Wölbung eine wichtige Orientierungshilfe abgibt, wird z. B. aus den Abdeckreaktionen beim Positionslaufen ersichtlich. Befindet sich das untere Männchen auf der gewölbten Oberfläche eines Zweiges, reagiert es manchmal mit ein oder zwei seitwärtsgehenden Schritten. Sitzt es hingegen auf einer planen Blattoberfläche, drückt es nur die entsprechende Körperseite nach unten. Ein Männchen, das das linke Bein nachschleppte, hatte offensichtlich taktile Probleme die Geschlechtsöffnung zu finden und war regelmäßig zu weit rechts. Selbst die Männchen fremder Käferarten (*Phyllodecta vitellinae* [L.], *Polydrusus sericeus* [Schall.]) vermögen sich durchaus auf einem *Melasoma*-Weibchen richtig zu orientieren. Sie laufen häufig bis zum Basalrand des Halsschildes (oder des Kopfes) vor und schreiten von dort aus rückwärts; jedoch sind Entfernung und Richtung meist ungenügend abgeschätzt, da diese Käferarten wesentlich kleiner sind. Nach mehreren Versuchen können jedoch auch sie die richtige Kopulationsstellung einnehmen. Eine Orientierung anhand der Farbe dürfte bei diesen unicoloren Käferarten auszuschließen sein. Klausnitzer (1981, S. 26) berichtet über *M. populi* von einer nachweislichen Farbenblindheit.

7.3 Die Erkennung des Geschlechts

Warum gibt es bis zur Aedeaguseinführung meist keine erkennbaren Unterschiede im Besteigen der Geschlechter und warum wird auch am Besitzer häufig ein Kopulationsversuch ausgeführt? Das Vermögen der Geschlechtserkennung mag folgendes Beispiel verdeutlichen: Kann ein kämpfender Besitzer beim Abrücken des Weibchens auf ein zufällig vorbeikommendes drittes Männchen umsteigen, so wird er ihn, wenn der Biß daraufhin gelöst wurde, häufig ohne Kopulationsversuch verlassen. In einem Fall hielt der Kampf jedoch an und erst nach 8minütigem Ziehen gelang dem Besitzer ein Kopulationsversuch, worauf er den Rivalen sofort losließ und nach 2 Wendungen vom dritten Männchen abstieg. Während des Kampfes (die Palpen berühren nicht die Elytren) kann das Geschlecht offensichtlich nur durch eine Aedeaguseinführung überprüft werden.

Männchen, die von einem Weibchen bestiegen werden, ducken sich wie gewöhnlich und versäumen manchmal anschließend dem Weibchen hinterherzulaufen. Sie konnten offensichtlich das Geschlecht des Besteigers nicht erkennen und hätten dazu einen Gegenaufstieg unternehmen müssen. In äußerst seltenen Fällen verläßt der Besitzer sein Weibchen, um dem Rivalen entgegenzulaufen und ihn zu besteigen, manchmal mit Analmarkierung oder kurzzeitiger Abwehr des näherkommenden Weibchens, um dann wieder zum Weibchen zurückzukehren. Das unterschiedslose Besteigen auf beide Geschlechter könnte von der ungenügenden Fähigkeit der Geschlechtserkennung abhängen, was durch das Markierverhalten erklärbar wäre. Aber auch in anderer Hinsicht könnte das Besteigen eines Männchens von Vorteil sein:

(1) Der Besteiger befindet sich in einer relativ gefahrlosen Zone.
(2) Der Bestiegene kann auf Geschlecht, Geschmack, Geruch, Reaktionen und Aufstiegsposition überprüft werden.
(3) Der Bestiegene erfährt eine eklatante Störung. Handelt es sich um den Besitzer, wird er veranlaßt zu entkoppeln, sein Weibchen abzudecken und Bissen, wenn möglich, auszuweichen.
(4) Beim Bestiegenen kann der Aedeagus als „Visitenkarte" am Kopf oder Abdomenspitze herangeführt werden oder er kann kontaminiert werden.

Sich bewegende Käfer werden scheinbar um so eher bestiegen, je schneller sie sich fortbewegen. Hierbei könnte die aufkommende Bewegung die Reaktion des Besteigens auslösen und die Vorteile könnten darin liegen:

(1) ein Entkommen zu verhindern und die Vorwärtsbewegung des Bestiegenen zum Stillstand zu bringen;
(2) in die bessere Ausgangsposition zu kommen, wenn sich die Käfer z. B. im Wettlauf nach einem Weibchen befinden, wie es nach einem Kampf der Fall sein kann.

Die aufgeführten Vorteile des Besteigens könnten auch Gründe dafür liefern, warum sich im Laufe der Evolution keine schnellere Geschlechtserkennung entwikkelt hat.

8. Danksagung

Vor allem darf ich Herrn Dr. Günter Seelinger für die wertvollen Anregungen und der geduldigen Hilfestellung bei der Aufbereitung des Textes allerherzlichst danken. Desweiteren möchte ich Herrn Manfred Döberl für die Bestimmung der Art und Herrn Dr. Walter Steinhausen für die Korrektur des ersten Textes danken. Den genannten Personen danke ich außerdem für die Überlassung von Literatur.

9. Zusammenfassung

Das agonistische Verhalten der um Weibchen konkurrierenden, männlichen Espenblattkäfer, *Melasoma tremulae* (F.), wird aufgrund von Freilandbeobachtungen (über 200 h, 1985–1988) beschrieben. Die Männchen bleiben über viele Stunden in Kopula und bewachen dabei das Weibchen. Auseinandersetzungen mit anderen Männchen werden meist dadurch entschieden, daß der Gegner mit den Mandibeln an einem Bein

ergriffen und vom Weibchen abgedrängt wird. In 25 von den 109 beobachteten Kämpfen konnte der Rivale das Weibchen übernehmen. Neben den variationsreichen, mechanischen Kampfhandlungen werden eine Reihe chemischer Substanzen verwendet, deren Wirkungsweisen noch weitgehend unbekannt sind.

Anzahl der Sieger		Bewertung nach					
		jeder Kampfrunde					Kampfende
		Biß durch				ohne Biß	(Endsiege)
		B	R	Ma	Summe		
Sieg durch	B	27 (4)	11 (5)	5	43 [39%]	70	28 [36%]
	R	0 (0)	25 (1)	0	25 [23%]	1	15 [20%]
	U	16 (3)	22 (9)	3	41 [38%]	3	34 [44%]
	Summe	43 (7)	58 (15)	8	109 [100%]	74	77 [100%]

Tab.: Anzahl der Sieger nach einer Kampfrunde bzw. nach Kampfende. ( ) = davon die Anzahl der Sieger, bei denen ein Gegenbiß erfolgte; B = Besitzer; R = Rivale; Ma = gegenseitiger Mandibelbiß; U = Unentschieden, d. h. beide Männchen sind vom Weibchen getrennt. Die Bezeichnungen B und R beziehen sich auf die Besitzverhältnisse zu Beginn einer Kampfrunde, bzw. in der letzten Spalte auf die Besitzverhältnisse der ersten Begegnung.

Literatur

Brauns, C. 1989: Untersuchungen zum Reproduktionsverhalten von *Gastrophysa viridula* Deg. (Col., Chrysomelidae). – Diplomarbeit, Biow. Uni. Würzburg.

Bromley, P. J. 1947: Biological observations on *Chrysomela tremula* F. (Col., Chrysomelidae) at Oxford. – The Entom. Monthly Mag. **83**, 57–58.

Brüll, H. 1952: Über die Bedeutung der Mundwerkzeuge des männlichen und des weiblichen Hirschkäfers. – Natur und Volk **82**, 289–294.

Claus, C. 1862: Über die Seitendrüsen der Larve von *Chrysomela populi*. – Z. wiss. Zool. **11**, 309–314, Leipzig.

Dickinson, J. L. 1986: Prolonged mating in the milkweed leaf beetle *Labidomera clivicollis clivicollis* (Col., Chrysomelidae): a test of "sperm-loading" hypothesis. – Behav. Ecol. Sociobio. **18**, 331–338.

Eberhard, W. G. 1979: The function of Horns in *Podischnus agenor* (Dynastinae) and other beetles. In Blum, M. S. & Blum, N. A.: Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects. – Academic Press, London, 231–258.

– – 1981: The Natural History of *Doryphora* sp. (Col., Chrysom.) and the Function of its Sternal Horn. – Ann. Entomol. Soc. Am. **74**, 445–448.

Engel, H. 1956: Beiträge zur Lebensweise des Ampferblattkäfers (*Gastrophysa viridula* Deg.). – Z. angew. Ent. **38**, 322–354.

Gäbler, H. 1955: Tiere an Pappel. – Die neue Brehm-Bücherei.

Görnandt, H.-J. 1955: Die Käfergattung *Phyllodecta* Kirby (Col., Chrysomelidae) – Deutsche Entomol. Z. **1/2**, 1–100.

Kirkendall, L. R. 1983: The evolution of maiting systems in bark and ambrosia beetles (Col., Scolytidae & Platypodidae). – Zool. J. Linn. Soc. **77**, 293–352.

– – 1984: Long copulations and post-copulatory 'escort' behaviour in locust leaf miner, *Odontota dorsalis* (Col. Chrysomelidae). – J. Nat. Hist. **18**, 905–919.

Kittel, G. 1884: Systematische Übersicht der Käfer, welche in Baiern und der nächsten Umgebung vorkommen (Forts.). – Correspbl. Ver. Regensb. **38**, 30–31.

Klausnitzer, B. 1981: Wunderwelt der Käfer. – Herder, Freiburg.

LeCato, G. L. & Pienkowski, R. L. 1970: Laboratory mating behavior of the alfalfa weevil, *Hypera postica*. – Ann. Entomol. Soc. Am. **63**, 1000–1007.
Lew, A. C. & Ball, H. J. 1979: The Mating Behavior of Western Corn Rootworm *Diabrotica virgifera* (Col., Chrysomelidae). – Ann. Entomol. Soc. Am. **72**, 391–393.
Lipp, H. 1935: Die Lebensweise von *Melasoma aenea* (L.) in der Mark. (Col., Chrysomelidae) – Deutsche Entomol. Z. **1/2**, 1–64.
Matthes, D. 1970: Die Fächelbalz von *Cerocoma schaefferi* (L.) (Coleopt., Meloidae). – Zool. Anz. 33 Suppl., 316–322.
Peschke, K. 1986: Chemische Ökologie: Anpassungen von Sexualpheromonen und Wehrstoffen bei Käfern. – Habilitationsschrift, Würzburg.
Spitzlberger, G. 1982: Auffallende Heterophyllie (Verschiedenblättrigkeit) bei der Espe *(Populus tremula)*. – Naturw. Z. Niederbayern **29**, 80–95.
Tippmann, F. F. 1954: Neues aus dem Leben des Hirschkäfers. Ein Beitrag zur Bedeutung der geweihähnlichen Mandibeln des Männchens. – Ent. Bl. Krefeld **50**, 175–183.
Thornhill, R. & Alcock, J. 1983: The evolution of insect mating systems. – Harvard University Press, Cambridge.
Verhoeff, K. W. 1917: Über die Organisation und Entwicklung von *Melasoma populi* und *Phyllodecta vitellinae*. – Arch. Naturg. **83**, 142–173.
Weise, J. 1884: Naturgeschichte der Insekten Deutschlands, Ins. Deutschland **6**, 3, 563–566.
– – 1901: Biologische und Sammel-Notizen aus dem Jahre 1900. – Deutsche Entomol. Z. **45**, p. 87.
Willer, A., 1919: Beobachtungen zur Biologie von *Melasoma populi*. – Z. wiss. Insbiol. **15**, 44–47 u. 65–72.

Anschrift des Autors:
Rudolf Zernecke, Bgm.-Kroher-Str. 17a, 8493 Kötzting

Fünf neue Pilzmücken aus Schweden

(Diptera, Nematocera, Mycetophilidae)

Von **Eberhard PLASSMANN**

Abstract

Five new fungus gnats from Sweden
(Diptera, Nematocera, Mycetophilidae)

Five species of Mycetophilidae new to science are described and their genitalia illustrated. They belong to the genus *Syntemna* Winnertz, 1863 (*bispina* sp. n.); *Phthinia* Winnertz, 1863 (*zaitzevi* sp. n.), *Tetragoneura* Winnertz, 1846 (*obirata* sp. n.), *Dynatosoma* Winnertz, 1863 (*surrecta* sp. n.) and *Mycetophila* Meigen, 1803 (*haruspica* sp. n.). They all were caught in Sweden by light- and sucking traps.

Ausgedehnte entomologische Aufsammlungen in Schweden durch Professor Dr. Karl Müller erbrachten auch große Mengen an Pilzmücken, die determiniert wurden. In diesem Material befanden sich fünf neue Pilzmückenarten aus fünf verschiedenen Gattungen. Im folgenden werden diese neuen Arten beschrieben und die Genitalstrukturen dargestellt. Die Tiere befinden sich in der Zoologischen Staatssammlung in München, wie die gesamte Coll. Plassmann.

Syntemna bispina sp. n. (Abb. 1)

Locus typicus: Abisko, Schweden.
Typus: 1♂ Zool. Staatssammlung, kons. in 70prozentigem Äthanol.
Vorliegendes Material: 1♂ (Holotypus) dito.
Diagnose: Mittelgroße braune Mücke der Gattung *Syntemna* Winnertz, 1863, die sich vor allem durch den Bau des Hypopygiums von den anderen Arten der Gattung unterscheidet.
Beschreibung des ♂: Länge 4 mm. Kopf braun, Rüssel und die ersten beiden Glieder der Taster hellbraun, drittes und viertes Tasterglied hellgrau. Erstes Basalglied der Fühler braun, das zweite und die beiden ersten Geißelglieder gelb, die übrige Geißel braun.